

МОРФОЛОГИЯ И ФИЛОГЕНИЯ NYCTOTHERUS CORDIFORMIS

А. В. Янковский

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

По организации кинетома, строению и способу развития макронуклеуса *Nyctotherus* напоминает род *Metopus* из пресноводного сапропеля. От *Nyctotherus* выводятся роды *Plagiotoma*, *Clevelandella* и *Paraclevelandia*. *Paranyctotherus* отнесен к *Balantiidiidae*.

Морфология и родственные связи паразитических инфузорий изучены еще недостаточно полно; в частности, кинетому *Nyctotherus* посвящена только одна работа (Villeneuve-Brachon, 1940). Электронно-микроскопические исследования (King et al., 1958, 1961) раскрывают детали ультраструктуры *Nyctotherus*, но не дают общего представления о топографии кинетома. Между тем ресничный аппарат инфузорий, и прежде всего ресничный предротовой аппарат (РПА), — это важнейший диагностический признак; только зная организацию кинетома инфузорий, можно проследить их родственные связи.

В данной работе описывается морфология кинетома у *N. cordiformis*; сравнивается кинетом *Nyctotherus*, *Tetrahymena*, *Metopus*, *Blepharisma* и родов сем. *Clevelandellidae*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Nyctotherus cordiformis из кишечника *Rana temporaria* изучали на временных (в насыщенном растворе сулемы) и постоянных препаратах (окраска ядер гематоксилином Бемера и по Фельгену; импрегнация кинетома по Шаттону-Львову, с восстановлением серебра гидрохиноном). На собственных препаратах изучали также морфологию инфузорий, сравниваемых с *Nyctotherus*—*Tetrahymena pyriformis* (импрегнация по Шаттону-Львову и окраска по Фельгену), *Blepharisma*, *Metopus* и близкие к ним формы (импрегнация протарголом, окраска гематоксилином Бемера и по Фельгену). *Clevelandellidae* обитают в кишечнике тропического таракана; эти формы известны нам только по литературным данным.

МОРФОЛОГИЯ NYCTOTHERUS CORDIFORMIS

Ядерный аппарат *N. cordiformis* хорошо изучен предыдущими авторами (Grassé, 1928; Голикова, 1965, и др.); мы остановимся ниже на организации кинетома.

Виды *Nyctotherus* очень тигмотактичны; тело сплющено латерально, так что зона предротовых мембранелл проходит по краю тела (рис. 1, б). Левая сторона тела, прилегающая к субстрату, вогнута, образует хорошо видимую у живых особей присасывательную ямку; топография кинет в этой зоне усложнена (рис. 1, б). У других видов типа *N. cheni* левая сторона тела расширена, превратившись в присасывательный диск (Wichterman, 1934).

Соматических кинет, служащих для движения особи, около 90, из них приблизительно 50 на правой и приблизительно 40 на левой стороне тела (рис. 1, а; 2, в). Все правосторонние кинеты биполярны, т. е. идут от переднего до заднего конца тела; на левой же стороне лишь часть кинет

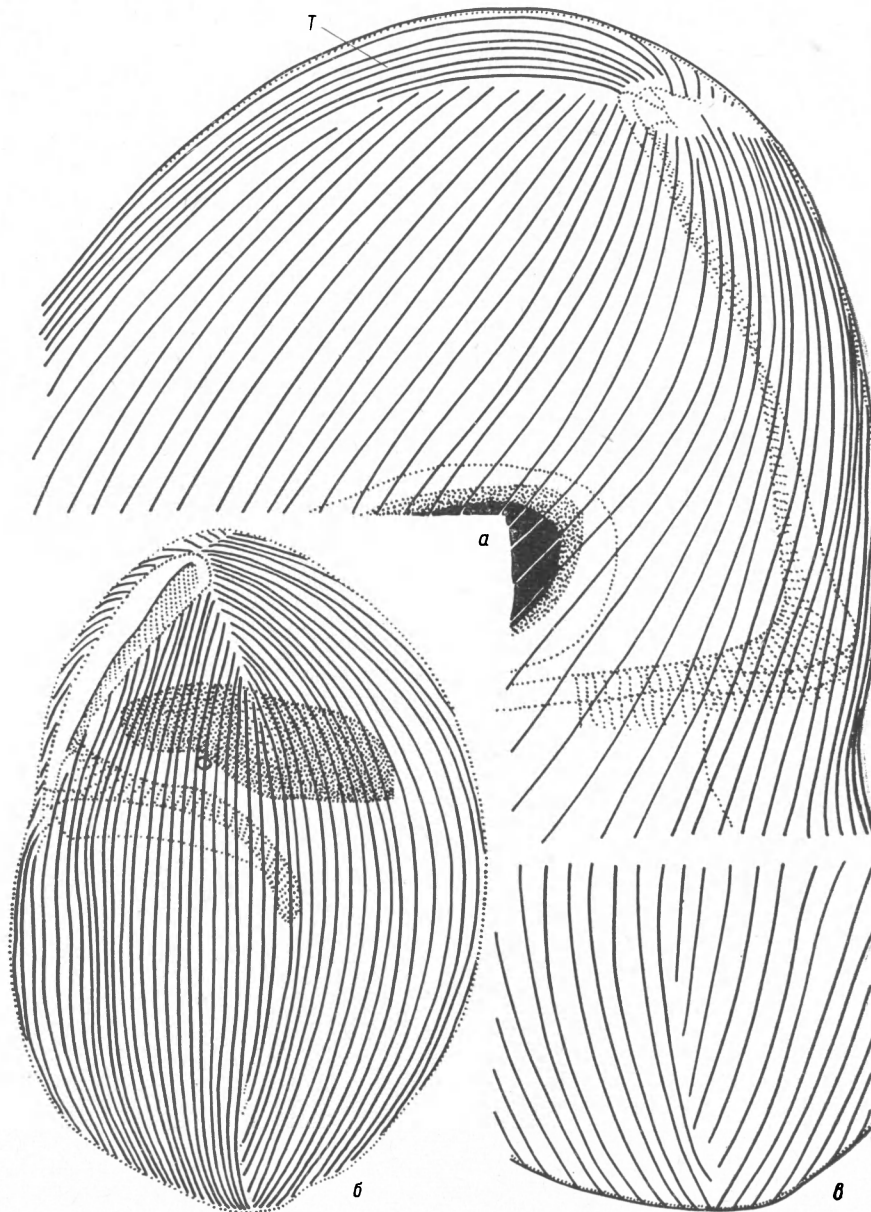


Рис. 1. Кинетом *Nyctotherus cordiformis*; зарисовки с особей, находящихся в растворе сулемы.

а — верхняя часть тела, справа; видна тигмотактическая полоса (Т), дорзальный (вдоль полосы) и предротовой (справа, расширен) безресничные швы; б — левая сторона тела; в — асимметрия кинет и образование безресничного каудального шва на левой стороне тела (рис. апп., 90×20 (а, в), 40×20 (б)).

достигает концов тела, остальные сходятся друг с другом вдоль продольного безресничного шва (рис. 1, б; 2, а, в); этот шов ниже обозначается как субапикальный. У верхнего конца предротовой зоны мембранелл виден другой, более короткий шов — апикальный (рис. 1, а; 2, а). У многих особей, но не у всех, различим еще один, каудальный шов на левой стороне в нижней половине тела (рис. 1, б, в). Субапикальный и каудальный

швы подразделяют кинеты левой стороны тела *N. cordiformis* на 2 группы — правосторонние и левосторонние (по отношению к швам; рис. 1, б).

Обращает на себя внимание характерная асимметрия кинет у верхнего края правой стороны тела (рис. 1, а); мы видим здесь как бы обособленную группу из тесно сближенных рядов, идущих непосредственно

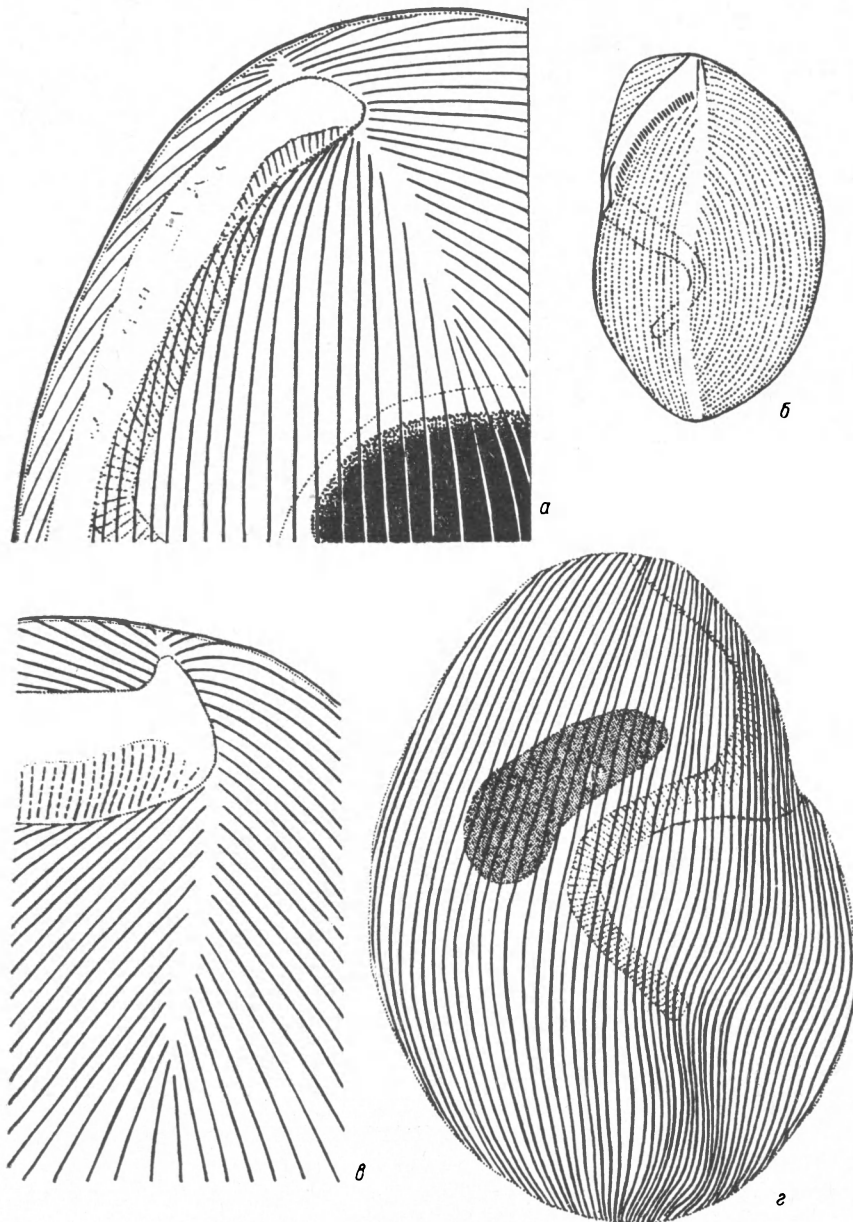


Рис. 2. Кинетом *Nyctotherus cordiformis*; а, в, г — оригинал (сулема); б — по Вилленев-Брашон, 1940.

а, в — субапикальный шов у переднего конца тела, левее рта; б — асимметрия кинет на левой стороне тела; г — правая сторона тела (рис. апп., 90×20).

вдоль правого края тела, т. е. по дорзальной поверхности. Подобные кинеты ранее у *Nyctotherus* не отмечались. Эта полоса очень близко напоминает нам дорзальную тигмотактическую полосу у ряда других инфузорий: у *Pleurocotes* (Fauré-Fremiet, 1961), *Peniculistoma* (Янковский, 1967) и, что очень важно, — у близких к *Nyctotherus* инфузорий сем. *Metopidae* (Schulze, 1959; Янковский, 1964а). Именно за счет таких кинет форми-

руются дорзальные ряды циррусов у *Armophorida* (Янковский, 1964 в), поэтому полоса из сближенных обособленных кинет, идущая по дорзальной стороне тела, — это тигмотактическая полоса у *N. cordiformis*.

Ротовой комплекс *N. cordiformis* включает рот, глотку, предротовые полости и предротовую цилиатуру. В литературе можно встретить указания на то, что рот у *Nyctotherus* лежит на поверхности тела, а в глубь тела от него отходит «перистомальный канал с глоточными мембранеллами» (King et al., 1958, 1961), либо «ресничная глотка» (ten Kate, 1927; Rosenberg, 1937) и т. д. По Корлиссу (Corliss, 1959, 1961), термином «рот» у инфузорий следует обозначать отверстие, за которым уже нет никаких ресничных структур и начинается глотка, которая тоже лишена ресничек и мембранелл. Предложения Корлисса логичны и должны быть приняты всеми авторами, иначе сохранится исключительная путаница в обозначении ротовых органелл.

Рот у *Nyctotherus* погружен в цитоплазму; глотка очень коротка, едва заметна. От переднего конца тела до рта тянется «буккальная зона», несущая мембранеллы; часть мембранелл проходит по поверхности тела, часть погружена, образуя характерный предротовой канал. В недавней работе (Янковский, 1967) мы предложили обозначать эти 2 отдела буккальной зоны терминами «префундибулюм» и «инфундибулюм»; деление РПА на эти зоны характерно для подавляющего большинства тетра- и полихимоновых инфузорий.

Инфундибулюм у *N. cordiformis* длиннее префундибулюма, эти отделы несут соответственно 60 и 45—50 мембранелл. В префундибулярной зоне мембранеллы идут практически по поверхности тела, далее входят в инфундибулярное отверстие и идут по стенке инфундибулярного канала (рис. 1, б; 2, а, в).

У ряда инфузорий в дополнение к буккальной цилиатуре (зоны мембранелл и т. д.) из части соматической цилиатуры формируются хорошо отграниченные комплексы, служащие одновременно для движения и для питания (Янковский, 1964а, б; 1967); такие комплексы мы обозначаем термином «вторичная предротовая цилиатура». У *Nyctotherus* вторичного РПА нет, хотя, как мы увидим ниже, он имеется у предшественников этого рода.

Макронуклеус *Nyctotherus* удлинённый, овальный, несколько неправильных очертаний, грубозернистый; микронуклеус один, лежит в выемке макронуклеуса. На препаратах, окрашенных гематоксилином Бемера, видны кариофоры: они не воспринимают краситель, но выявляются вследствие сильного светопреломления. Поэтому нецелесообразно подразделять род *Nyctotherus* на 2 подрода — виды с кариофорами и без них, как это предлагает Грассе (Grassé, 1928). Интересно, что типовым видом подрода *Nyctotheroides*, якобы лишённого кариофоров, Грассе считает изучаемый нами вид *N. cordiformis*.

ФИЛОГЕНИЯ NYCTOTHERUS

Вилленев-Брашон (Villeneuve-Brachon, 1940) высказала предположение о родстве *Nyctotherus* и *Metopus* в следующей форме: «По многим признакам этот род (*Nyctotherus*) напоминает род *Metopus*. Сходны кинетом и аргиром, эктоплазма одинаково толста и компактна, эндоплазма густая, одинаково строение ядер. Но если мембранеллы рудиментарны у *Metopus*, они многочисленны у *Nyctotherus*, где они продолжают в длинную глотку. Промежуточной формой между этими родами можно считать *Metopus circumlabens* Biggar, паразитическую форму из кишечника *Heliocidaris crassispina*. *Nyctotherus* — это формы, берущие начало от *Metopus* и изменившиеся под влиянием паразитизма» (стр. 146—147).

Гипотеза Вилленев-Брашон в целом справедлива, за исключением фразы о *M. circumlabens*. Ниже мы постараемся проследить конкретный путь изменений в кинетоме у предшественников *Nyctotherus*, который

привел к появлению этого рода. Приведены также новые аргументы в пользу гипотезы о родстве *Nyctotherus* и *Metopus*.

Сравнение организации кинетома у *Nyctotherus* и у иных известных ныне инфузорий позволило установить существование следующей морфологической линии: *Cyclogramma*—*Dexiotricha*—*Tetrahymena*—*Protocrugia*—*Blepharisma*—*Metopus*—*Nyctotherus*. От *Nyctotherus* в свою очередь берут начало 2 независимые линии развития, ведущие к *Plagiotoma* и к *Clevelandellidae*. Рассмотрим, какие конкретно происходят изменения в кинетоме и РПА в этих линиях.

Тетрахименовый РПА впервые, по нашему предположению (Янковский, 1967), возник у *Cyclogramma* типа *C. tricirrata*; кинетом этой формы по-

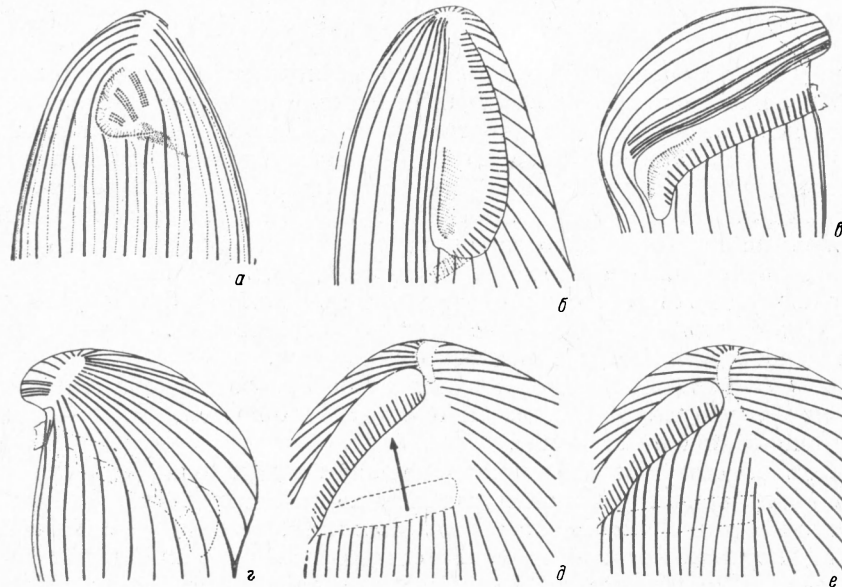


Рис. 3. Филогения *Nyctotherus*.

а — *Tetrahymena pyriformis*; б — *Blepharisma persicinum*; в, г — *Metopus es*, вид с вентральной и дорсальной сторон тела; д, е — возможный путь происхождения субапикального шва у *Nyctotherus cordiformis*.

дробно описан Гелеи (Gelei, 1932, 1950). У *Tetrahymena* (рис. 3, а) число кинет несколько уменьшается по сравнению с *Cyclogramma* и исчезает палочковый аппарат глотки; тетрахимениум погружается в предротовую (буккальную) полость. В состав тетрахимениума входят 4 компонента — ундулирующая мембрана и 3 мембранеллы.

Наиболее примитивный род высших полихименовых инфузорий — *Protocrugia* — известен по кратким описаниям Каля (Kahl, 1932) и Вилленев-Брашон (1940); *P. pigerrima* отличается от *Tetrahymena* лишь увеличением числа мембранелл с 3 до 5—8; буккальная зона несколько удлиняется. Все мембранеллы укладываются в предротовой полости, и пока еще нет дифференцировки РПА на префундибулум и инфундибулум. Размеры тела, форма, число и топография соматических кинет такие же, как у *Tetrahymena*.

Следующий этап — род *Blepharisma* (рис. 3, б). Процесс полимеризации мембранелл привел к тому, что рот смещается далеко назад, к середине тела; полоса мембранелл тянется от рта до переднего конца тела. Впервые намечается дифференцировка РПА на префундибулум, несущий основную часть мембранелл, и предротовую неглубокую воронку — инфундибулум, несущую незначительную часть мембранелл. Пищевые частицы мембранеллами наружной зоны передаются к инфундибулярному отверстию, проходят через инфундибулум и поступают к цитостому.

Род *Blepharisma* — один из крупнейших родов инфузорий; в его составе можно найти виды с небольшим числом мембранелл, как у *Protocruzia*, и виды с очень длинной лентой мембранелл (например, *B. salinarum*). У примитивных, одноядерных видов (подрод *Compactum*, см. Isquith et al., 1965) число кинет остается тем же, что и у *Tetrahymena* и *Protocruzia*, — около 30—35; тело удлиняется вследствие удлинения полосы мембранелл.

Наиболее примитивный вид рода *Metopus* — *M. es* выводится нами (Янковский, 1964б) непосредственно от *Blepharisma* типа *B. steini*; произошел асимметрический левосторонний изгиб передней части тела, и префундибулум располагается уже не вдоль оси тела, а под углом к ней (рис. 3, в). Число же кинет и мембранелл, степень погружения рта и, соответственно, длина инфундибулума у *Metopus* и *Blepharisma* совпадают.

Еще у *Tetrahymena* наблюдаются первые признаки асимметрии кинет правой и левой половины тела: правосторонние кинеты достигают переднего конца тела, подходя к предротовому шву; левосторонние кинеты подходят к шву и к полосе мембранелл. У *Blepharisma* правосторонние кинеты по-прежнему остаются биполярными, левосторонние же подходят к шву и к удлинившейся зоне мембранелл (рис. 3, а, б). Более резкое различие в топографии право- и левосторонних кинет становится заметно у *Metopus* в связи с изгибом передней части тела (рис. 3, в).

Обратим внимание еще на одну деталь: предротовой шов у *Tetrahymena*, *Blepharisma* и *Metopus* относительно невелик (рис. 3, а—в), расположен непосредственно у переднего конца тела.

От *Blepharisma* *Metopus* отличается лишь изгибом тела и появлением выше префундибулярной зоны мембранелл вторичного РПА — полосы из 5 тесно сближенных кинет.

Metopus важен для понимания эволюции инфузорий; развитие этих форм идет по самым различным направлениям. От метопид взяли начало инфузории групп *Armophopida*, *Odontostomatida*, а также различные роды внутри *Metopidae*, которые не стали основателями эволюционных линий (*Tesnospira*, *Tropidoatractus*, *Copemetopus*, *Bryometopus*, *Palmarium*); подробно эти линии обсуждаются в нашей работе по инфузориям сапропеля (Янковский, 1964 б). Непосредственно от *Metopus* мы выводим и наиболее примитивный род плагиотомид — *Nyctotherus*.

У *Nyctotherus* по сравнению с *Metopus* число кинет увеличено приблизительно втрое; префундибулум сохраняет прежнюю длину, тогда как инфундибулум резко удлиняется (вследствие полимеризации мембранелл), становится S-образным; префундибулум расположен уже не диагонально, а почти вдоль продольной оси тела.

На рис. 3 (д—е) показан возможный путь возникновения субапикального шва у *Nyctotherus*: при смещении префундибулума к краю тела вслед за ним, естественно, удлинялись только примыкающие к нему «послеротовые» кинеты. Предротовой (апикальный) шов у *Nyctotherus* сохранился без изменений (рис. 3, е).

Полоса из сближенных кинет (вторичный РПА), проходившая вдоль верхнего края префундибулума у *Metopus* и *Nyctotherus*, утрачена. Из рис. 3, в, д—е видно, что правосторонние кинеты у *Nyctotherus* сохраняют то же направление, как у *Metopus*, — почти поперек тела. Поэтому при сдвиге префундибулума из диагонального в меридиональное положение (рис. 3, д) ни одна из правосторонних кинет уже не проходит параллельно префундибулumu; сохранение полосы из сближенных кинет невозможно.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЯДЕРНОГО АППАРАТА МЕТОПИД И НУКТОТЕРУС

Сравнение кинетома у разных родов инфузорий, проведенное выше, позволяет шаг за шагом проследить путь происхождения *Nyctotherus*. Никакой гипотезе, однако, не помешают лишние доказательства. Долгое

время считалось, что *Nyctotherus* уникален среди инфузорий вследствие наличия своеобразного способа развития нового макронуклеуса после конъюгации: единственный зачаток ядра растёт больше недели, резко укрупняется; вместо одиночных хромосом в нём видна широкая плоская лента, слабо красящаяся по Фельгену (Wichterman, 1937). В последнее время исследователи снова заинтересовались этими картинами; было выяснено, что при развитии зачатка происходит образование «сборной хромосомы» и её политенизация (Голикова, 1964, 1965). Одновременно политенные хромосомы обнаруживают в зачатках ядер *Stylonychia*, *Oxytricha* и *Histrio* (Ammermann, 1964, 1965; Alonso, 1965; Alonso et Pérez-Silva, 1965), но здесь они выглядят несколько иначе. При изучении опубликованных ранее работ по конъюгации инфузорий мы отметили, что сходные картины изображаются у *Stentor*, *Metopus*, *Euplotes* и *Paraclevelandia* (Mülsow, 1913; Noland, 1928; Turner, 1930; Kidder, 1938). Из перечисленных форм 3 рода принадлежат, как и *Nyctotherus*, к *Heterotrichida*.

В 1963—1964 гг. мы изучали развитие зачатка ядер у разных видов метопид на собственных препаратах, окрашенных по Фельгену. Образование «политенной сборной хромосомы» наблюдалось у *Metopus es*, *M. violaceus*, *M. laminarius*, *M. eripifer*, *Brachonella darwini*, *B. galeata* и *B. spiralis*. Лишь в момент превращения зачатка в дефинитивный макронуклеус происходит распад нити на отдельные сферулы. Морфология политенных хромосом у разных видов метопид оказывается различной: так, максимальная толщина хромосомы у *M. eripifer* составляет 2.5—3.0 мк, у *M. laminarius* — 6.0—6.5 мк, у *B. galeata* — 2.0 мк, у *B. darwini* — 4.5—5.0 мк.

В итоге политенные хромосомы оказываются распространенными у высших инфузорий — *Hypotrichida* и *Heterotrichida*. По типу ядерного аппарата к *Metopus* и *Brachonella* близки *Cirranter* и *Electothigma* из *Caenomorphae*; *Bothrostoma*, *Palmarium*, *Tesnospira* и *Tropidoattractus* из *Metopidae*; можно ожидать, что политенные хромосомы среди высших инфузорий встречаются по меньшей мере у 12 родов приблизительно с 210 известными видами в отряде *Heterotrichida*. *Nyctotherus* в этом отношении исключения не представляет.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ NYCTOTHERUS

Происхождение *Nyctotherus* объясняется причинами экологического порядка. Группа инфузорий, родственная *Nyctotherus*, — *Metopidae* — приспособилась к обитанию в сапропеле — плотной анаэробной массе разлагающихся растительных остатков. Освоение нового биотопа ускорило эволюцию метопид: эти формы дали начало двум самостоятельным отрядам инфузорий (*Armophorida* и *Odontostomatida*), оставшимся в сапропеле. Часть видов выработала при этом шипы, циррусы, пелликула стала панциревидной, складчатой; часть видов сохранила примитивную организацию. Один из таких видов, типа *M. es* или *M. eripifer*, приспособился (при случайном заглатывании) к обитанию в кишечнике амфибий.

По ряду признаков новый биотоп напоминает старый: в обоих случаях это плотная масса разлагающихся растительных остатков, нет кислорода, пространство для плавания ограничено.

Существенное отличие нового биотопа от старого сводится к тому, что теперь инфузории живут в условиях обилия и постоянного доступа пищи. Последствия этого можно предвидеть: упрощается ротовой аппарат, увеличиваются размеры тела, начинается полимеризация соматических кинет. Изменения такого рода характерны для «гипертрофонов», например для линий *Ophryoglena*—*Ichthyophthirius*, *Cyclidium*—*Ancistrum*, *Pleuronema*—*Pleurocotes*—*Peniculistoma* и ряда других.

Живя в условиях постоянного доступа пищи, *Nyctotherus* не нуждается в особо сложном аппарате для выделения из среды и подгона ко рту пищевых частиц; в префундибулуме у *Nyctotherus* число мембранелл поэтому

форм, подобных *M. circumlabens*, нет; для последнего характерна тенденция к полимеризации мембранелл префундибулума, к смещению последнего так, что он располагается поперек тела и становится серповидным. Ни экологические, ни морфологические особенности этого вида не позволяют считать его переходным к роду *Nyctotherus*; предшественника *Nyctotherus* нужно искать в пресных водах, учитывая при этом, что сплющивание тела и полимеризация кинет у *Nyctotherus* — явления вторичные. Видами такого типа могут быть *M. es* или *M. eripifer* с умеренным искривлением тела и слабым развитием префундибулума.

Очевидно, род *Nyctotherus* превосходно приспособлен к паразитизму. Этот род намного богаче видами, чем *Metopus*: если к 1914 г. было известно всего 13 видов *Nyctotherus* (Entz, 1913), к 1938 г. — около 50 видов (Wichterman, 1938), то к настоящему времени, судя по спискам видов, ежегодно публикуемым в *Zoological Record* (1938—1965), число видов *Nyctotherus* достигло 90. Если все эти виды достоверны, род *Nyctotherus* окажется наиболее крупным родом *Ciliophora*; между тем изучены еще далеко не все потенциальные хозяева *Nyctotherus*.

Несмотря на то что *Nyctotherus* возник в пресных водах, находки этого рода в пресноводных хозяевах редки. Это *N. gyoerianus* в *Hydrous*, *N. piscicola* и *N. mackinnoni* в *Piaretus* и *Pimelodus*, *N. travassosi* в *Glossoscolex*. Основные хозяева *Nyctotherus* — амфибии (*Rana*, *Bufo*, *Pelobates*, *Hyla*, *Discoglossus*, *Uperodon*); благодаря своеобразной экологии этих хозяев (развитие в воде, питание на суше) *Nyctotherus* широко распространен среди наземных хозяев; заражение происходит с помощью цист. Наземными носителями *Nyctotherus* оказались исключительно рептилии, насекомые и многоножки. В теплокровных животных и в человеке, по Вихтерману (Wichterman, 1938), виды *Nyctotherus* не обитают. Только *N. kyphodes* и *N. teleacus* связаны с морскими хозяевами, точнее с морскими реликтами — гигантскими черепаками Галапагосских островов (род *Testudo*). Эти черепахи могли заразиться *Nyctotherus* на суше, где они проводят большую часть времени (Geiman and Wichterman, 1937).

Расцвет видов *Nyctotherus*, по-видимому, был приурочен к периоду расцвета амфибий и рептилий (карбон—мел, т. е. от 225 до 70 млн лет назад). Масса видов вымерла со своими хозяевами, но и сейчас *Nyctotherus* остается крупнейшим родом инфузорий и, возможно, заселяет новых хозяев — наземных беспозвоночных и рептилий. О продолжении видообразования у *Nyctotherus* могут свидетельствовать данные Пай и Ванга (Pai and Wang, 1948 — различие фибриллярного аппарата у рас *N. ovalis* из *Periplaneta*, *Julus* и *Gryllotalpa*), Кифера (Kiefer, 1953 — наличие 3 подвидов *N. hylae* в различных видах *Hyla* на территории Польши) и других авторов.

Род *Plagiotoma* Dujardin, 1841. Известен главным образом по описанию Перцевой (1929); кинетом остался неизученным. Общее с *Metopus* — удлинённый префундибулум и укороченный инфундибулум; в первом Перцева изображает 48 мембранелл, во втором — всего 17. Число соматических кинет неизвестно. Судя по ряду своеобразных признаков (ветвистая форма макронуклеуса, наличие двух очень крупных микронуклеусов, резкое укорочение задней части тела — ниже цитостома), это не предшественник *Nyctotherus*. *Plagiotoma*, кроме того, обитает в нетипичных для *Nyctotherus* хозяевах — олигохетах; известен один вид *Nyctotherus* из олигохет (*N. travassosi* из *Glossoscolex* — da Cunha e Muniz, 1927), но это эндемик Бразилии. *Plagiotoma* произошла, видимо, от *Nyctotherus*.

Род *Paranyctotherus* Sandon, 1941. Название рода обманчиво; сейчас очевидно, что этот род (рис. 4, з) не имеет никакого отношения к *Nyctotherus* и *Heterotrichida*. Вид из *Xenopus laevis* был описан вначале как *Balantidium kirbyi* (Rodriguez, 1938), далее выделен в новый род *Paranyctotherus* (Sandon, 1941) и в последнее время описан вновь как *Balantidium xenopii* (de Puytorac et Grain, 1965); последнее название — синоним *P. kirbyi*. Префундибулум у этой формы несет такой же аппарат,

как у низших щелеротых трихостоматид типа *Woodruffia* — 1 ряд фрагментов левее рта и 2 ряда правее. В отличие от последних и от *Balantidium* резко удлинен инфундибулярный канал, рот глубоко погружен в цитоплазму. *Paranyctotherus* мы переносим в отряд *Trichostomatida*.

Сем. *Clevelandellidae* Kidder, 1938. Кроме *Plagiotoma*, *Nyctotherus* дал начало еще двум родам, включаемым в состав сем. *Clevelandellidae*. Кинетом этих форм современными методами не изучен, однако иллюстрации Киддера (Kidder, 1937, 1938) и Ямасаки (Yamasaki, 1939) дают общее представление о топографии соматической цилиатуры, об относительной длине префундибулюма и инфундибулюма.

Путь морфологических изменений в линии *Nyctotherus*—*Clevelandella*—*Paraclevelandia* показан на рис. 4, в—л. Наиболее примитивен *C. panesthiae*; этот вид напоминает *Nyctotherus* формой тела, наличием большого числа кинет — у высших видов число кинет уменьшается. Кинетом *Nyctotherus* схематически показан на рис. 4, в, наиболее примитивный вид *Clevelandella* (*C. panesthiae*) — на рис. 4, и, е—з, восстанавливает путь от *Nyctotherus* к *Clevelandella*: префундибулюм постепенно смещается по вентральной стороне тела вниз, оставляя за собой длинный безресничный шов; задний конец тела, точнее нижний полюс — точка, где сходятся все соматические кинеты — перемещается в противоположном направлении. В итоге у *Clevelandella* сохраняется укороченный безресничный шов на переднем конце тела (рис. 4, и, зачернен; соответствует апикальному шву предка); возникает новый, удлиненный шов на вентральной стороне тела, указывающий путь сдвига РПА. Нижний полюс тела смещается на дорзальную сторону.

От видов типа *C. panesthiae* взяли начало 2 линии развития — с удлинением предротовой «шейки» (*C. hastula*, рис. 4, ж) и с ее редукцией и упрощением кинетома (*Paraclevelandia simplex*, рис. 4, л).

Л и т е р а т у р а

- Голикова М. Н. 1964. Политенные хромосомы в развивающемся макронуклеусе инфузорий. Цитол., 6: 250—253.
- (Голикова М. Н.) Golikova M. N. 1965. Der Aufbau des Kernapparates und die Verteilung der Nukleinsäure und Proteine bei *Nyctotherus cordiformis*. Arch. Protistenk., 108: 191—216.
- (Перцева Т. А.) Pertzewa T. A. 1929. Zur Morphologie von *Plagiotoma lumbrici* Duj. Arch. Protistenk., 65: 330—363.
- Янковский А. В. 1964а. Дифференцировка кинетома у сапропелебиотических инфузорий. ДАН СССР, 154: 1462—1464.
- (Янковский А. В.) Jankowski A. W. 1964b. Morphology and evolution of *Ciliophora*. III. Arch. Protistenk., 107: 185—294.
- Янковский А. В. 1967. Новая система ресничных простейших (подтип *Ciliophora* Doflein, 1904). В сб.: Новые виды фауны СССР, Тр. Зоол. инст.: 3—51.
- Alonso P. 1965. Polytene chromosomes in oxytrichous ciliates. Proc. II Intern. Congr. Protozool., L.: 20.
- Alonso P. et J. Pérez-Silva. 1965. Giant chromosomes in Protozoa. Nature, 205, no. 4968: 313—314.
- Ammermann D. 1964. Riesenchromosomen in der Makronukleusanlage der Ciliaten *Stylonychia mytilus*. Naturwiss., 51: 249.
- Ammermann D. 1965. The development of macronucleus-anlage in the ciliate protozoan *Stylonychia mytilus*. Proc. II Intern. Congr. Protozool., L.: 229—230.
- Biggar R. B. and Wenrich D. H. 1932. Studies on the ciliates from Bermuda sea urchins. J. Parasitol., 18: 252—257.
- Corliss J. O. 1959. An illustrated key to the higher groups of the ciliated Protozoa, with definition of terms. J. Protozool., 6: 265—281.
- Corliss J. O. 1961. The ciliated Protozoa: characterization, classification and guide to the literature. Oxf.: 1—310.
- Cunha A. M. da, e Muniz J. 1927. *Nyctotherus travassosi*, n. sp., Cilié parasite d'Oligochète du Brésil. C. R. Soc. Biol. Paris, 25.
- Entz G. Jun., 1913. Der Organisationsverhältnisse von *Nyctotherus piscicola* (Daday). Arch. Protistenk.
- Fauré-Fremiet E. 1955. La position systématique du genre *Balantidium*. J. Protozool., 2: 54—58.
- Fauré-Fremiet E. 1961. *Pleurocoptes hydractiniae* (Ciliata Pleuronematina) et son adaptation structurale à la vie épizoïque. Cah. Biol. Mar., 2: 447—452.

- Geiman Q. and Wichterman R., 1937. Intestinal Protozoa from Galapagos tortoises, with description of three new species. *J. Parasitol.*, 23: 331—347.
- Gelei J. von, 1932. Beiträge zur Ciliatenfauna der Umgebung von Szeged. I. *Nassula tricirrata* nov. sp. *Acta Biol. Szeged*, n. s., 2: 162—164.
- Gelei J. von, 1950. Die Lebewesen der Kleingewässer von Süsswegen und Strassen der Stadt Szeged. I. Mitteilung. *Acta Biol. Hung.*, 1: 135—146.
- Grasse P. P., 1928. Sur quelques *Nyctotherus* (Infusoires hétérotriches) nouveaux ou peu connus. *Ann. Protistol.*, 1: 55—68.
- Isquith I. R. et al., 1965. *Blepharisma seculum*, sp. nov., a member of the subgenus *Compactum*. *J. Protozool.*, 12: 615—618.
- Kahl A. 1932. Heterotrichen, In: Dahl F., *Die Tierwelt Deutschlands*, Teil 25: 399—486.
- Kate C. G. B. ten. 1927. Über das Fibrillensystem der Ciliaten. *Arch. Protistenk.*, 57: 362—426.
- Kidder G. W., 1937. The intestinal Protozoa of the wood-feeding roach *Panesthia*. *Parasitology*, 29: 163—205.
- Kidder G. W. 1938. Nuclear reorganization without cell division in *Paraclevelandia simplex* (family *Clevelandellidae*). *Arch. Protistenk.*, 81: 69—77.
- Kifer W. 1953. Studies on populations of Infusoria of the genus *Nyctotherus* in the intestine of native frogs. *Acta Parasitol. Polon.*, 1: 293—312.
- King R. L. et al., 1958. The cilia of *Nyctotherus ovalis* Leidy. *J. Protozool.*, 5, suppl., p. 11.
- King R. L. et al., 1961. The ciliature and infraciliature of *Nyctotherus ovalis* Leidy. *J. Protozool.*, 8: 98—111.
- Lucas M. S. 1934. Ciliates from Bermuda sea urchins. I. *Metopus*. *J. Roy. Micr. Soc.*, 18: 252—257.
- Mülsow W. 1913. Die Konjugation von *Stentor coeruleus* und *S. polymorphus*. *Arch. Protistenk.*, 28: 363—388.
- Noland L. E. 1927. Conjugation in the ciliate *Metopus sigmoides* C. et L. *J. Morphol. Physiol.*, 44: 341—361.
- Pai K. T. and Wang C. C. 1948. The variation of *Nyctotherus ovalis* Leidy and its fibrillar system. *Sinensia*, 18: 43—58.
- Powers P. B. A. 1936. Studies on the ciliates of sea urchins. *Pap. Tortugas Labor.*, 29: 293—326.
- Puytorac P. de et Grain J. 1965. Structure et ultrastructure de *Balantidium xenopii* sp. nov., Cilié Trichostome parasite du Batracien *Xenopus fraseri* Boul. *Protist.*, 1: 29—36.
- Raabe Z. 1938. Sur quelques espèces nouvelles d'Infusoires parasites des Comatules. *Bull. Inst. Oceanogr. Monaco*, 756: 1—10.
- Rodriguez J. 1939. On the morphology of *Balantidium kirbyi* n. sp. from the platander. *J. Parasitol.*, 25: 197—201.
- Rosenberg L. E. 1937. On the neuromotor system of *Nyctotherus hylae*. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 41: 249—276.
- Sandon H. 1941. Studies on South African endozoic ciliates. I. *Paranyctotherus* (*Balantidium*) *kirbyi* (Rodriguez) emend., gen. nov., from the rectum of the clawed toad, *Xenopus laevis*. *South African J. Med. Sci.*, 6: 116—127.
- Schulze E., 1959. Morphologische, cytologische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Faulschlammciliaten (*Metopus sigmoides* Clap. et Lachm. und *Metopus contortus* Lev.). *Arch. Protistenk.*, 103: 371—426.
- Turner J. P., 1930. Division and conjugation in *Euplotes patella* Ehrenberg. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 33, 10: 193—258.
- Villeneuve-Brachon S. 1940. Recherches sur les Ciliés Hétérotriches. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 82: 1—180.
- Wichterman R., 1934. A new protozoan parasite, *Nyctotherus cheni* sp. nov. (Ciliata) from chinese frogs. *Parasitol.*, 2: 163—166.
- Wichterman R., 1937. Division and conjugation in *Nyctotherus cordiformis* (Ehr.) Stein (Protozoa, Ciliata) with special reference to the nuclear phenomena. *J. Morphol.*, 60: 563—611.
- Wichterman R. 1938. The present state of knowledge concerning the existence of species of *Nyctotherus* (Ciliata) living in man. *Amer. J. Trop. Med.*, 18: 67—74.
- Yamasaki M. 1939. On some new ciliates living in the hindgut of the roach, *Panesthia angustipennis* Illiger. *Annot. Zool. Jap.*, 16: 65—74.

MORPHOLOGY AND PHYLOGENY OF NYCTOTHERUS CORDIFORMIS

A. W. Jankowski

S U M M A R Y

Nyctotherus cordiformis from *Rana temporaria* bears bipolar and shortened somatic kineties, a thigmotactic dorsal stripe, noted for a first time and a series of cilia-free sutures (preoral, dorsal, subapical, caudal and caudo-lateral). The preoral ciliary apparatus (PCA) includes prefundibular and infundibular parts with 60 and 40—45 membranelles, respectively; no secondary PCA was found. Villeneuve-Brachon's hypothesis (1940) of the origin of *Nyctotherus* from *Metopus* via *M. circumlabens* was carefully reexamined and confirmed, excluding an intermediate species; it may be a fresh-water species of *M. es*-type. The kinetome and PCA's changes were traced step by step in the line *Cyclogramma*—*Deziotricha*—*Tetrachymena*—*Protocruzia*—*Blepharisma*—*Metopus*—*Nyctotherus*; ecological aspects of this evolution are discussed. *Nyctotherus* is not unique within the order in possessing polytenic chromosomes in exconjugant stages; polytenization was observed in *Metopus*, *Brachonella* and might be expected to occur in at least 12 genera with 210 species of *Heterotrichida*. In its turn, *Nyctotherus* gives rise, independently, to *Plagiotoma* and to a short *Clevelandella*—*Paraclevelandia* line. *Paranyctotherus* seems to be a trichostome (family *Balantidiidae*).
